Caldasia 19(1-2): 145-164

SOBRE LA POSICION SISTEMATICA DE *BRUNELLIA* RUIZ & PAVON

CLARA INÉS OROZCO

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional. A.A. 7495. Bogotá. Colombia.

Resumen

Bajo el concepto de que *Brunellia* es un táxon de Cunoniaceae y no una familia monogenérica Brunelliaceae, el presente trabajo examina la posición sistemática de *Brunellia* analizando las relaciones filogenéticas de este taxón con once taxones que representan a Cunoniaceae, con 20 caracteres morfológicos. Un total de doce taxones hacen parte del grupo interno. El programa Hennig86 basado en el método de simplicidad (parsimony) fue usado para la elección de las hipótesis de relaciones. Los datos del grupo interno fueron analizados primero con cuatro grupos externos: *Connarus, Fothergilla, Davidsonia* y *Quercus*, con tres excluyendo a *Quercus* y con cada uno de ellos por separado; para este último caso los caracteres fueron polarizados. Los resultados muestran a *Brunellia* como taxón diferente de Cunoniaceae y a Cunoniaceae como grupo no monofilético. Se propone en este trabajo la inclusión de *Brunellia, Spiraeanthemum-Acsmithia* bajo una familia diferente de Cunoniaceae. Mayor investigación es necesaria para corroborar la hipótesis de relaciones de estos taxones. Se cuestiona también la monofilia de Cunoniaceae por la presencia *de Davidsonia* dentro del grupo interno. Se confirma la relación estrecha entre las Rosidae basales con las Hamameliidae inferiores. La apomorfía y plesiomorfía de algunos caracteres es discutida. La monofilia de ninguna de las tribus de Engler es confirmada.

Palabras clave: Filogenia, Monofilia, *Brunellia*, Cunoniaceae.

Abstract

Under the concept that *Brunellia* belongs to the Cunoniaceae rather thant being separated in Brunelliaceae, this paper examines the systematic position of *Brunellia* by studying the phylogentic relationships of this taxon with eleven ingrow taxa representing Cunoniaceae and using twenty characters. A total of twelve taxa represent the ingroup. The Hennig86 program based on parsimony was used to choose the hypotheses about relationships. The data of the internal group was analyzed first with four outgroups: *Connarus, Davidsonia, Fothergilla* y *Quercus,* then excluding *Quercus* and last with each of the outgroups independently. Data were polarized for the last analysis. Results showed that *Brunellia* does not belong to Cunoniaceae and Cunoniaceae is not a monophyletic group. I propose that *Brunellia,* and *Spiraeanthemun-Acsmithia* under a different family from Cunoniaceae. More research is necessary to corroborate the relationships of these taxa. The monophylyot the Cunoniaceae is also doubtful because some of its genera are nested with *Davidsonia.* The results also confirmed the relationships between the Rosidae and the lower Hamameliidae. Discussion about plesiomorphic and apomorphic states conditions are given for the Rosidae. The monophyly of none of Engler's tribes is confirmed.

Key words: Filogenia, Monofilia, Brunellia, Cunoniaceae.

Introducción

Engler en 1897 estableció la familia Brunelliaceae y la ubicó dentro del orden Rosales señalando, la posición epítropa de los óvulos, como condición principal para considerar a *Brunellia* en una familia separada pero con relaciones muy estrechas a Cunoniaceae. En los más recientes sistemas de clasificación las dos familias son consideradas dentro del orden Rosales (Cronquist 1981; Thorne 1983) o dentro del superorden Rosiflorae, orden

Cunoniales (Dahlgren 1980) o Rosanae (Takhtajan 1980). Dickison (1989) comenta sobre el amplio consenso entre los filogenetistas de que las familias Cunoniaceae, Davidsoniaceae, Brunelliaceae y Eucryphiaceae, esta última considerada como un género de Cunoniaceae (Hufford & Dickison 1992), están muy relacionadas formando una unidad coherente que podría considerarse como primitivas Rosidae, por la posición basal que ocupan dentro del complejo roseliano. Las características de la anatomía del leño de las Cunoniaceae refuerzan su posición basal dentro del complejo.

Diferentes trabajos discuten la definición de Brunelliaceae y Cunoniaceae como unidades naturales (Engler 1897; Cuatrecasas 1970; 1985; Dickison, 1975; 1980; 1989; Ehrendorfer et al. 1984; Hufford 1992; Hufford & Dickison 1992). Sin embargo, opiniones originadas en diferentes fuentes cuestionan la monofilia de Cunoniaceae, basadas principalmente en la amplia diversidad morfológica y anatómica y la ausencia de un caracter común para el grupo (Dickison 1975; 1989; Rutishauser & Dickison 1989). Otros como Hickey & Taylor (1991) muestran, con base en caracteres foliares, que Cunoniaceae no es un taxón monofilético, aunque en su investigación la familia no fue suficientemente muestreada.

Los conceptos sobre las relaciones estrechas de *Brunellia* con dos géneros, *Spiraeanthemum* y *Acsmithia* de Cunoniaceae y por ende la no monofilia de Cunoniaceae fue inicialmente insinuada por Dickison (1975; 1980) y Ehrendorfer et al. (1984) al dar a conocer las diferencias de *Spiraeanthemum* y *Acsmithia* con los restantes taxones de la familia y la estrecha relación de estos dos géneros con *Brunellia.* Estos géneros comparten la condición apétala, la condición apocárpica, la presencia de cinco o cuatro trazas vasculares y la posición epítropa de los óvulos.También tienen en común un xilema no especializado con perforaciones escalariformes (Eyde 1970; Dickison 1980) condiciones no frecuentes en las Rosales, por lo que se les identifica como géneros basales dentro de Rosidae. Debido a la estrecha relación evolutiva de estos tres taxones Dickison (1975, 1980) y Ehrendorfer et al. (1984) coinciden en considerarlos en una familia separada; opinión compartida por Cuatrecasas (1985).

Por el contrario Hufford & Dickison (1992) en su hipótesis de relaciones consideran a *Brunellia* como género de Cunoniaceae y a la familia como grupo monofilético. Sin embargo, de que *Brunellia* , *Spiraeanthemum- Acsmithia* se encuentran dentro de un mismo clado de Cunoniaceae, ninguna sinapomorfía es declarada para estos géneros (Fig.1). En la hipótesis de relaciones muestran también la inclusión de *Eucryphia* dentro de Cunoniaceae considerado dentro de Eucryphiaceae por Focke (1985). Por otro lado, los autores confirman las dudas de Dickison (1975) sobre la monofilia de la tribu Spiraeanthemeae tal como fue delimitada por Engler (1928).

En este trabajo se examina la posición sistemática de *Brunellia,* reconocido como único género de Brunelliaceae y considerado recientemente como género de Cunoniaceae. El examen se fundamenta en el uso en previos trabajos de interpretación errada de algunos caracteres especialmente de *Brunellia* , taxón del cual he recopilado bastante información. También se pretende reconocer las sinapomorfías de Cunoniaceae, familia reconocida como monofilética pero sin definición de los caracteres por los cuales se considera como grupo natural y aportar mayor conocimiento para Rosidae en general.

Materiales y métodos

CARACTERES: El estudio se basa principalmente en caracteres morfológicos extraídos para el caso de *Brunellia* de colecciones depositadas en COL y colecciones depositadas en otros herbarios especialmente de US y MO. Todas las especies actualmente reconocidas ca. de 52 (Orozco en preparación) fueron examinadas. Colecciones de *Spiraeanthemum* y *Acsmithia* fueron revisadas en US.

BIBLIOTECA CENTRA
SALA UNIVERSIDAD NACIONA

Tabla 1. Caracteres y estados de caracteres polarizados a excepción de los caracteres 1, 2 y 3. Los caracteres fueron tratados como no aditivos y aditivos.

1. Arreglo de la hoja
Alternas = 0
Opuestas = 1
Verticilo = 2

2. Posición de las estípulas
Incepción lateral =0
Incepción interpeciolar = 1

3. Hipodermis foliar
Presente =0
Ausente =1

4. Forma de los estomas
Anomócitico = 0
Paracítico = 1
Anisocítico = 2

5. Venación secundaria
Brochidódroma = 0
Semicaspedódroma = 1
Caspedódroma = 2

6. Pétalos
Presentes = 0
Ausentes = 1

7. Número de carpelos
1 ó 2 = 0
Mayor que 2 = 1

8. Condición del gineceo
Apocárpico =0
Sincárpico =1

9. Sutura ventral de los carpelos
Presente = 0
Ausente = 1

10. Trazas carpelares
Cinco trazas = 0
Tres trazas = 1

11. Estivación de los lóbulos
Valvada = 0
Imbricada = 1

12. Número de óvulos
1 ó 2 = 0
Mayor que 2 = 1

13. Posición de los óvulos
Epítropa = 0
Otras formas = 1

14. Estilo
Acanalado = 0
Sólido = 1

15. Posición del estigma
Terminal = 0
Decurrente = 1

16. Estambres
Diplóstemono = 0
Haplóstemono = 1
Polistémono = 2

17. Disposición de las flores
Inflorescencias elongadas = 0
En cabezas cortas = 1
Flores solitarias = 2

18. Posición de la inflorescencia
Axilar = 0
Terminal = 1

19. Superficie estigmática
Papilas ausentes = 0
Papilas presentes = 1

20. Semillas unidas al exocarpo por el funículo
Ausente = 0
Presente = 1

Caracteres anatómicos, como también información de los restantes taxones contemplados en el análisis, fueron tomados de trabajos previos (Bogle 1970; Burger 1977; Cronquist 1981; Dickison 1971; 1975; 1980; 1989; Forero 1983; Hufford & Dickison 1992; Hoogland 1960; 1979; Metcalfe & Chalk 1988; Muller 1960; Ruthishauser & Dickison 1989).

En este análisis se usaron 20 caracteres (Tablas 1, 2) de los cuales la presencia de sutura ventral de los carpelos (carácter 9), la condición epítropa de los óvulos (carácter 12) y la presencia de papilas en la superficie estigmática (carácter 19) no fueron utilizados en trabajos anteriores. Con base en la información para *Brunellia, Spiraeanthemum* y *Acsmithia* y de acuerdo con los datos de los grupos externos, se modificó la información de los caracteres contemplados por Hufford & Dickison (1992): arreglo de las hojas (carácter 1), número de carpelos (carácter 7) , trazas carpelares (carácter 10), número de estambres (carácter 16) y disposición de las flores (carácter 17). Son caracteres multiestados los caracteres 1, 2,4, 5 y 16.

Es de señalar que de los 44 caracteres usados por Hufford & Dickison (1992) solamente son conocidos para el grupo externo (grupo sintético, basado en Hamamelidaceae, Fagaceae y Rosaceae) 22 estados del caracter.

TAXONES: Doce taxones terminales (Tabla 2) conforman el grupo interno, uno de ellos corresponde a *Brunellia* (Brunelliaceae) y los once restantes a Cunoniaceae. Los taxones *Spiraeanthemum* y *Acsmithia* están representados en un taxón único, *Spiracsmi.* Los once taxones representan la variación total de Cunoniaceae como también corresponden al muestreo de diferentes clados obtenidos en Hufford & Dickison (1992) Fig. 1. El árbol de la figura 1 es presentado por los autores como uno de los 47 árboles mas simples cuyo índice de consistencia y retención es desconocido.

La elección de once taxones de Cunoniaceae en vez de los 24 utilizados por Hufford & Dickison obedece al muestreo de sólo 20 caracteres (Tablas 1, 2) por la variación exhibida en los grupos externos o por la

Tabla 2. Matriz de datos de 16 taxones y 20 caracteres. Grupos externos *Connarus, Davidsonia, Fothergilla* y *Quercus.* El signo interrogante (?) significa polimorfismo para el grupo interno y para el caracter 3 en *Connarus* y *Quercus.* Datos confusos o perdidos para los caracteres 3 y 9 en *Fothergilla,* el carácter 3 en *Davidsonia* y los caracteres 10,11, 14 y 16 en *Quercus.*

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Connarus	0	2	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0
Davidsonia	0	2	?	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0
Fothergilla	0	0	?	0	2	1	0	1	?	0	0	0	0	1	0	1	?	0	1	0
Quercus	0	0	?	1	2	1	1	1	1	?	?	0	0	?	0	?	0	1	0	0
Brunellia	?	1	1	1	1	1	?	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	1	0	1
Ackama	1	0	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Acrophylum	2	0	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
Aphanopetalum	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	?	1	1	0
Codia	1	0	1	1	1	?	0	1	0	1	?	?	0	0	0	0	0	1	1	0
Eucryphia	1	0	0	0	?	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	2	2	1	1	0
Gillbeea	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	?	0	1	0	0	0	?	1	0
Pancheria	?	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Pseudoweinmannnia	1	1	0	?	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0
Weinmannia	1	0	?	?	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	?	1	0
Spiraacsmi	?	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	?	1	?	0	?	0	1	1	0
Spiraeopsis	1	0	0	2	?	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0

ausencia de información confiable para utilizar otras fuentes.

Grupos externos. Con el propósito de establecer por comparación la polaridad de los caracteres (estados plesiomóficos y apomórficos) se eligieron inicialmente cuatro grupos externos. Estos cuatro grupos externos están representando a Connaraceae (*Connarus*), Davidsoniaceae (*Davidsonia*), Fagaceae (*Quercus*, representando a las Hamamelidae superiores) y Hamamelidaceae (*Fotherghilla*, representando las Hamamelidae inferiores). La elección de los grupos externos se basó principalmente en la revisión de literatura, en donde se destaca la relación existente de Connaraceae y Hamamelidaceae especialmente con los grupos basales de Rosidae (Dickison 1989; Hickey & Taylor 1991; Hufford 1992; Hufford & Dickison 1992; Manos et al. 1993). Rosaceae fue excluída del análisis por presentar gran variación de caracteres.

Los cuatro grupos externos fueron usados todos juntos en un mismo análisis para observar el comportamiento de ellos en relación

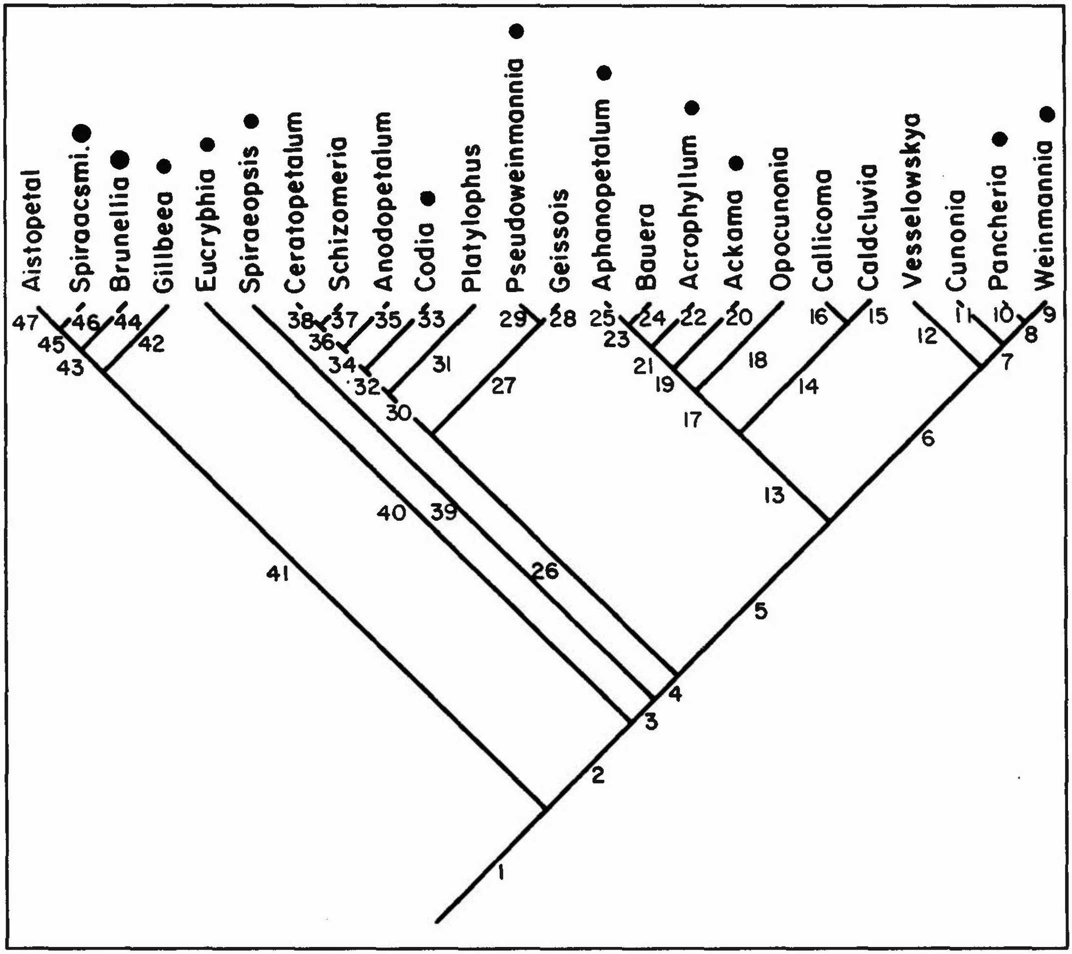
Aistopetal
Spiraacsmi. ●
Brunellia ●
Gillbeea ●
Eucryphia ●
Spiraeopsis ●
Ceratopetalum
Schizomeria
Anodopetalum
Codia ●
Platylophus
Pseudoweinmannia ●
Geissois
Aphanopetalum ●
Bauera
Acrophyllum ●
Ackama ●
Opocunonia
Callicoma
Caldcluvia
Vesselowskya
Cunonia
Pancheria ●
Weinmannia ●
47
46
45
44
43
42
41
40
39
38
37
36
35
34
33
32
31
30
29
28
27
26
25
24
23
22
21
20
19
18
17
16
15
14
13
12
11
10
9
8
7
6
5
4
3
2
1

Fig. 1. Uno de los 47 cladogramas igualmente simples de Hufford y Dickison (1992) sobre las relaciones de Cunoniaceae basado en 44 caracteres. Los puntos negros indican los taxones usados en el análisis.

con el grupo interno, posteriormente con solo tres grupos externos excluyendo a *Quercus* por la ausencia de información para algunos caracteres (Apéndice tabla 6). Luego se corrieron los datos con cada uno de los grupos externos para conocer cual de las relaciones es más simple.

Se optó por usar diferentes grupos externos en un mismo análisis para no interpretar erróneamente a un grupo como monofilético cuando se tratan los datos con el programa Hennig86 y un grupo externo (Lynch com. pers.).

ANÁLISIS FILOGENÉTICO: Cuando se usaron cuatro y tres grupos externos no se polarizaron los datos por encontrarse en ellos un sólo estado del carácter o los dos estados del carácter en el caso de caracteres doble estado (Tabla 2). La mayoría de los caracteres fueron polarizados, cuando se usó un solo grupo externo (Maddison et al., 1984) con excepción de los caracteres 1, 2 y 3 (Apéndice, Tablas 3a,3b,4,5 y 6). Con *Connarus* como grupo externo se practicó un análisis en el que no se polarizaron los caracteres 4 y 5, Tabla 1, Apéndice tabla 3b, debido a opiniones encontradas en cuanto al estado plesiomórfico.

Los datos de cada una de las matrices se analizaron con el programa Hennig86 (Farris, 1988) basado en el método de simplicidad. La condición resuelta de los árboles (libre de politomías) se consideró dentro del concepto de simplicidad.

En el grupo interno el signo interrogante (?) es una condición polimórfica del carácter. En los grupos externos el signo interrogante para el carácter 3 significa polimorfismo en *Connarus* y *Quercus* y desconocido para *Fothergilla* y *Davidsonia* (Tabla 1, Apéndice tablas 3-6). También son desconocidos para *Quercus* los caracteres 10, 11, 14 y 16. La información para *Fothergilla* de los caracteres 9 y 17 es dudosa.

Cuando se corrieron los datos con cada uno de los grupos externos fueron excluídos del análisis o inactivados por ser autapomorfías los caracteres 9,15 y 20. El carácter 20 fue también excluído cuando se corrieron los datos con cuatro y tres grupos externos. El carácter 19, sinapomorfía del grupo interno,se excluyó de los análisis (Tablas 1,2, Apéndice, tablas 3-6). Aunque estos caracteres se excluyeron de los análisis, fueron tenidos en cuenta en las hipótesis que finalmente se presentan. Los restantes caracteres se trataron en forma ordenada (aditivos), y desordenados (no aditivos).

Fue usada la opción ie- que genera un árbol de longitud mínima, seguida por la opción bb que crea un nuevo archivo de árboles por intercambio de ramas y genera todos los árboles más cortos que se puedan encontrar. Se optimizaron los datos por pesajes sucesivos, succesive weighting, (Farris 1989) debido a diferencias del comportamiento de los caracteres en distintas topologias aun cuando los árboles son igualmente simples. Arboles de consenso que reflejan las diferentes topologias originadas de los datos, fueron obtenidos con la opción Nelsen (Farris 1988).

Resultados

Los resultados de los diferentes análisis muestran a *Brunellia, Spiraeanthemum- Acsmithia (Spiraacsmi)* como linajes diferentes de Cunoniaceae (Figs. 2-5). Los tres taxones están separados de los restantes géneros de Cunoniaceae por ende, la monofilia de Cunoniaceae es cuestionada.

Se enfatizará en los resultados obtenidos con cuatro grupos externos y los caracteres no aditivos debido a que este análisis contiene el mayor número de taxones y caracteres y el menor número de suposiciones (Figs. 2a-d, tabla 7).

CUATRO GRUPOS EXTERNOS: *Connarus, Davidsonia, Fothergilla* y *Quercus. Caracteres no aditivos*. Longitud de los árboles, número de árboles obtenidos, índices de consistencia y retención para cada uno de los opciones tratadas

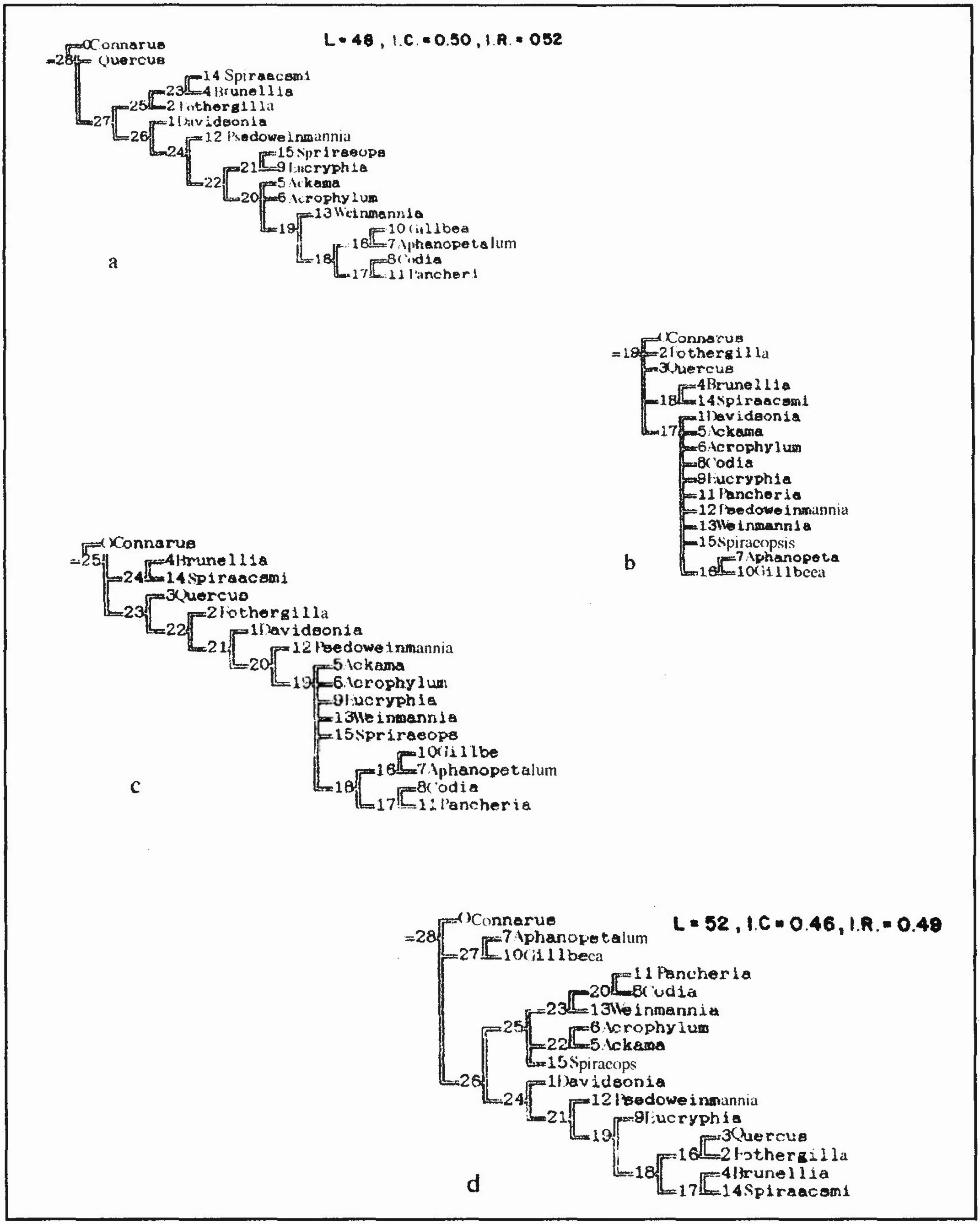
L = 48 , I.C. = 0.50 , I.R. = 052
0 Connarus
28
Quercus
14 Spiraacsmi
23
4 Brunellia
25
2 Fothergilla
27
1 Davidsonia
26
12 Psedoweinmannia
24
15 Spriraeops
21
9 Eucryphia
22
5 Ackama
20
6 Acrophylum
13 Weinmannia
19
10 Gillbea
16
7 Aphanopetalum
18
8 Codia
17
11 Pancheri
a
0 Connarus
19
2 Fothergilla
3 Quercus
4 Brunellia
18
14 Spiraacsmi
1 Davidsonia
17
5 Ackama
6 Acrophylum
8 Codia
9 Eucryphia
11 Pancheria
12 Psedoweinmannia
13 Weinmannia
15 Spiracopsis
7 Aphanopeta
16
10 Gillbeca
b
0 Connarus
25
4 Brunellia
24
14 Spiraacsmi
3 Quercus
23
2 Fothergilla
22
1 Davidsonia
21
12 Psedoweinmannia
20
5 Ackama
19
6 Acrophylum
9 Eucryphia
13 Weinmannia
15 Spriraeops
10 Gillbe
16
7 Aphanopetalum
18
8 Codia
17
11 Pancheria
c
0 Connarus
28
L = 52 , I.C = 0.46 , I.R. = 0.49
7 Aphanopetalum
27
10 Gillbeca
11 Pancheria
20
8 Codia
23
13 Weinmannia
25
6 Acrophylum
22
5 Ackama
15 Spiracops
26
1 Davidsonia
24
12 Psedoweinmannia
21
9 Eucryphia
19
3 Quercus
16
2 Fothergilla
18
4 Brunellia
17
14 Spiraacsmi
d

Fig. 2- Cladogramas resultantes de los análisis de las relaciones de *Brunellia* con otros taxones, con cuatro grupos externos a. Uno de los cladogramas mas simples obtenido con la opción ie-, caracteres no ditivos. b. Arbol de consenso entre los árboles más simples obtenidos con la opción bb, con caracteres no aditivos. c. Arbol de consenso entre los árboles igualmente simples obtenidos al aplicar pesos sucesivos, con caracteres no aditivos. d. 5. Uno de los árboles mas simples obtenido con la opción ie-, caracteres aditivos.

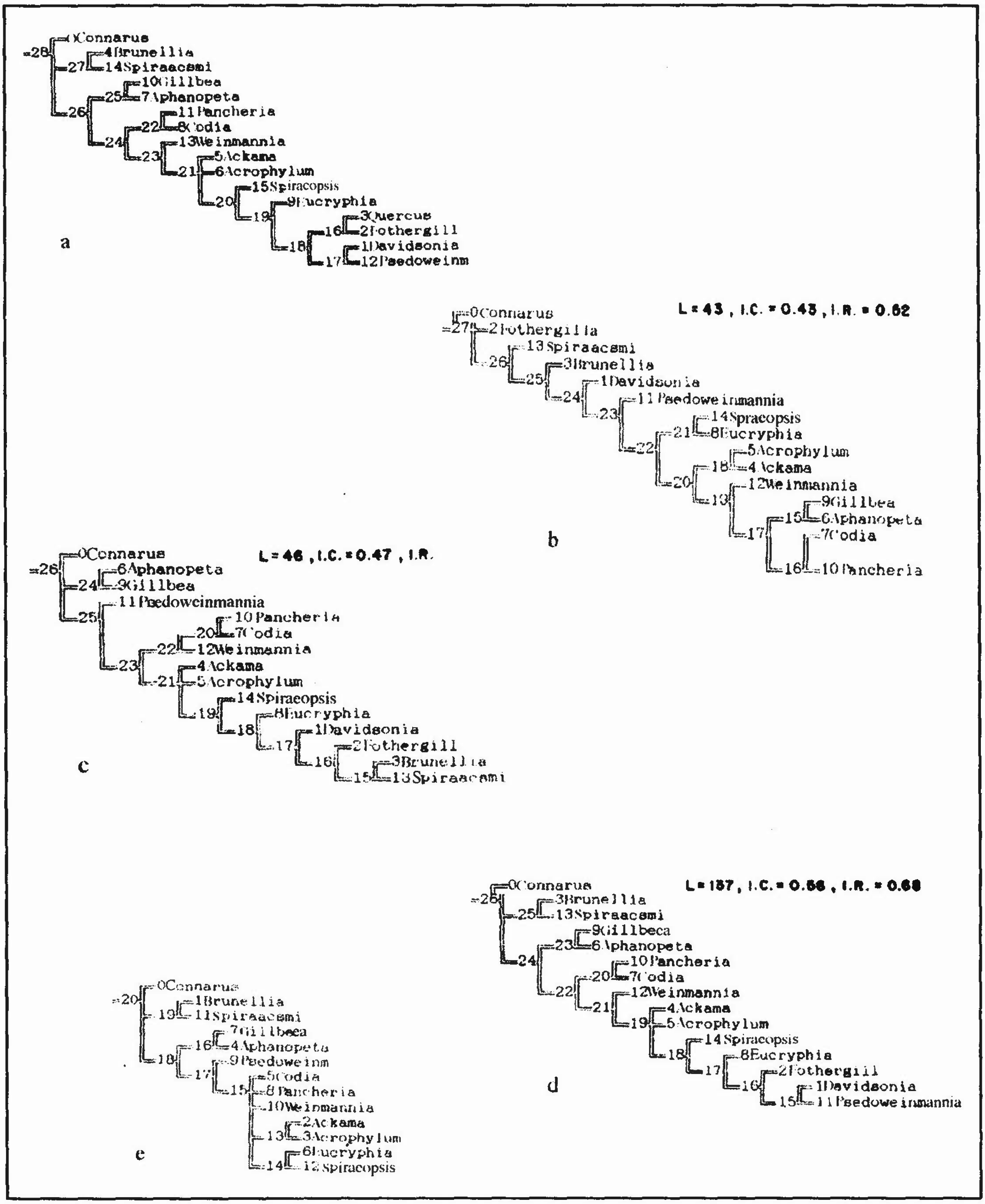
a
0Connarus
4Brunellia
14Spiraacemi
10Gillbea
7Aphanopeta
11Pancheria
8Codia
13Weinmannia
5Ackama
6Acrophylum
15Spiracopsis
9Eucryphia
3Quercus
2Fothergill
1Davidsonia
12Paedoweinm
b
L = 43 , I.C. = 0.43 , I.R. = 0.62
0Connarus
2Fothergilla
13Spiraacemi
3Brunellia
1Davidsonia
11Paedoweinmannia
14Spracopsis
8Eucryphia
5Acrophylum
4Ackama
12Weinmannia
9Gillbea
6Aphanopeta
7Codia
10Pancheria
c
L = 46 , I.C. = 0.47 , I.R.
0Connarus
6Aphanopeta
3Gillbea
11Paedoweinmannia
10Pancheria
7Codia
12Weinmannia
4Ackama
5Acrophylum
14Spiraeopsis
8Eucryphia
1Davidsonia
2Fothergill
3Brunellia
13Spiraacemi
d
L = 137 , I.C. = 0.56 , I.R. = 0.68
0Connarus
3Brunellia
13Spiraacemi
9Gillbeca
6Aphanopeta
10Pancheria
7Codia
12Weinmannia
4Ackama
5Acrophylum
14Spiracopsis
8Eucryphia
2Fothergill
1Davidsonia
11Paedoweinmannia
e
0Connarus
1Brunellia
11Spiraacemi
7Gillbeea
4Aphanopeta
9Paedoweinm
5Codia
8Pancheria
10Weinmannia
2Ackama
3Acrophylum
6Eucryphia
12Spiracopsis

Fig. 3. Cladogramas resultantes de los análisis de *Brunellia* con otros taxones, cuatro y tres grupos externos. a. Cladograma resultante al aplicar pesos sucesivos, cuatro grupos externos, caracteres no aditivos. b. Uno de los árboles mas simple con al opción ie-, tres grupos externos y caracteres no aditivos. c. Arbol mas simple obtenido con la opción ie-, caracteres aditivos y tres grupos externos. d. Arbol resultante al aplicar pesos sucesivos , caracteres aditivos y tres grupos externos. e. Arbol de consenso con los caracteres en forma aditiva y con *Connarus* como grupo externo.

son resumidos en la tabla 7. En la figura 2a se muestra el cladograma obtenido con la opción ie- y en la figura 2b el árbol resultante de los 120 árboles obtenidos con la opción bb. En las dos figuras se observa a *Brunellia y Spiraeanthemum-Acsmithia (Spiraacsmi)* como géneros hermanos separados de los restantes taxones de Cunoniaceae. *Fothergilla* y *Davidsonia* dentro del grupo interno. El árbol de consenso resultante de optimizar los datos por pesajes sucesivos (Fig. 2c) muestra también a *Brunellia* y *Spiraacsmi* en un extremo del árbol y *Davidsonia* dentro del grupo interno como el taxón hermano mas cercano de los restantes taxones de Cunoniaceae.

GRUPOS EXTERNOS POR SEPARADO: (Apéndice, tablas 3-6 y 8). Aunque con *Connarus* y *Quercus* se obtienen árboles de igual longitud, Tabla 8, para la forma aditiva de los caracteres los índices de consistencia y retención fueron mayores con *Connarus* I.C. =0.61, I.R.=0.59 vs. I.C.=0.58, I.R.=0.54. Los resultados se discutirán con *Connarus* porque se conoce información de todos sus caracteres (Tabla 2, Apéndice tablas 3a y 3b), y por mantenerse como género externo en todos los análisis a diferencia de *Davidsonia* y *Fothergilla.*

GRUPO EXTERNO CONNARUS: Tanto en la forma no aditiva como aditiva, Tabla 8, optimizando los datos y cambiando la codificación se obtiene los mismos resultados que en los anteriores análisis indicando que *Brunellia* no es un género de Cunoniaceae y que *Spireaenthemun* y *Acsmithia* no pertenecen a ésta familia. El cladograma de la figura 4 es el único resuelto de los 9, (L= 131, I.C.= 0.83, I.R.=0.81) obtenidos al optimizar los datos cuando los caracteres son tratados en forma no aditiva y polarizando los caracteres con excepción del 1,2 y 3. La parte resuelta del árbol de consenso, Fig.3e , resultante de los cinco árboles resueltos (L= 34, I.C. =0.61, I.R=0.59) obtenidos con la opción bb, cuando los datos son tratados en forma aditiva, coincide con el cladograma de la figura 4.

Cambios en la codificación de los caracteres 4 y 5, Apéndice tablas 3b y 8.. Al cambiar la codificación de los caracteres 4 (paracítico =0, anomocítico=1, anisocítico= 2) y la codificación del carácter 5 (broquidódroma = 2, semicaspedódroma= 1, caspedódroma = 0) los árboles conservan la misma longitud e índeces de consistencia y retención que cuando los caracteres 4 y 5 son polarizados. Sin embargo, en la forma aditiva el número de árboles resultantes es menor (L= 130, I.C.= 0.84,I.R =0.84) y uno es resuelto de los seis obtenidos al optimizar los datos (Fig 5). Diferencias menores son encontradas en las topologías de los cladogramas de las figuras 4 y 5. Estas diferencias son debidas al cambio de posición de *Codia* y *Eucryphia.*

Una tercera diferencia, cuando los caracteres 4 y 5 no son polarizados,está relacionada con la longitud de los caracteres todos son igualmente parsimoniosos, tanto en la forma aditiva como no aditiva con excepción del carácter 3.

CARACTERES Y TAXONES: En las dos hipótesis se registran 11 homoplasias (Figs. 4 y 5) incluyendo una regresión que corresponde a la presencia de no más que dos óvulos en *Pancheria.* Con excepción de los caracteres 8, 10,13,17 y 18 (Tabla 1) los caracteres restantes presentan cada uno una homoplasia y cuando los caracteres son aditivos el carácter 3 presenta dos homoplasias (Fig.5).

Los caracteres 2 (2), 9, 15, y 20 son autapomorfías. *Brunellia* es definida por los caracteres 15 y 20, *Aphanopetalum* por el carácter 9 y *Connarus* por la ausencia de estípulas carácter 2. Otros caracteres aparecen en el análisis como autoapomorfías como son los caracteres 1(2), 4(2), 17(2) y 17(1).

Dos grupos se observan en las figuras 4 y 5. *Brunellia* y *Spiraacsmi* conforman un grupo definido por la sinapomofía 13 (0). Un segundo grupo comprende los restantes géneros del grupo interno y es definido por las sinapomorfías 8 (1) y 10 (1). Todo el grupo interno comparte el carácter 19 (1) que también es una sinapomorfía. Otro grupo es el de *Pseudo-*

Tabla 7. Comparación de resultados de las relaciones de *Brunellia* con otros taxones.Con cuatro grupos externos *Connarus, Davidsonia, Fothergilla* y *Quercus;* con tres grupos externos *Connarus, Davidsonia y Fothergilla.* L= número de pasos , I.C.= índice de consistencia, I.R. = índice de retención, bb = intercambio de ramas ; xs w= pesajes sucesivos, C C- = caracteres no aditivos, C C+= caracteres aditivos..

Grupos externos	Caracteres	Opciones	L	I.C.	I.R.	Número de árboles	Número de árboles resueltos
Con cuatro grupos externos: *Connarus, Davidsonia, Fothergilla* y *Quercus*	cc-	bb	48	0.50	0.52	120	
		xs w	106	0.76	0.83	32	7
	cc+	bb	52	0.46	0.49	72	
		xs w	136	0.53	0.69	1	
Con tres grupos externos: *Connarus, Davidsonia y Fothergilla*	cc-	bb	43	0.51	0.52	110	
		xs w	96	0.76	0.82	32	7
	cc+	bb	46	0.47	0.50	50	10
		xs w	137	0.56	0.68	1	

weinmannia, Ackama , Acrophylum, Spiraeopsis, Eucryphia, Weinmannia y Codia definido por la sinapomorfía 12(1) y *Ackama* y *Acrophylum* definidos por la venación caspedódroma, 5(0) polarizado, 5(2) no polarizado.

Discusión y conclusiones

POSICIÓN SISTEMÁTICA DE *BRUNELLIA*. La hipótesis planteada por Hufford & Dickison (1992) , Fig. 1, es falseada en cuanto a que *Brunellia* no es un género de Cunoniaceae. Tampoco puede considerarse como único género de Brunelliaceae debido a las relaciones encontradas entre *Brunellia* y *Spiraeanthemum - Acsmithia* sustentadas por las sinapomorfías de la posicón epítopa de los óvulos (Figs. 4 y 5) y la presencia de un xilema no especializado con perforaciones escalariformes (Eyde 1970; Dickison 1980). Se propone en este trabajo, como resultado de los análisis practicados, ubicar a los tres géneros, *Brunellia, Spiraeanthemum y Acsmithia,* en una familia diferente de Cunoniaceae, posiblemente dentro de una familia diferente a Brunelliaceae. La hipótesis presentada aquí insta a la investigación de otro tipo de fuentes taxonómicas como por ejemplo profundizar en los caracteres anátomicos especialmente a nivel del leño, desarrollo floral, polinización y 5 caracteres moleculares.

CUNONIACEAE GRUPO NO MONOFILÉTICO: La hipótesis planteada por Hufford & Dickison (1992) en la que además, de la inclusión de *Brunellia* dentro de Cunoniaceae, propone la monofilia de la familia es también falseada bajo esta última consideración. La no monofilia del grupo fue observada por Hickey & Taylor (1991). En este trabajo no sólo es reconocida por el aislamiento de *Brunellia, Spiraeanthemum - Acsmithia* de los restantes taxones del grupo interno (Figs. 2 y 3a-d) sino también, por la presencia de *Davidsonia* dentro del grupo interno cuando se usaron diferentes grupos externos en un mismo análisis; caso contrario , *Davidsonia* siempre se observaría externo al utilizar a este género como el único taxón del grupo externo (Figs. 2d, 3-d). El género fue segregado de Cunoniaceae por Bange (1952) y es reconocido actualmente como único género de Davidsoniaceae por la presencia de hojas alternas, óvulos epítropos y semillas sin albumina. *Davidsonia* podría ser también el grupo hermano mas cercano a Cunoniaceae en sentido estricto (sin considerar a *Brunellia, Spiraeanthemum-Acsmithia),* Figs. 2a, 2c, 3b, concepto compartido por Hufford (1992). En sentido estric-

BIBLIOTECA CENTRAL
SALA UNIVERSIDAD NACIONAL

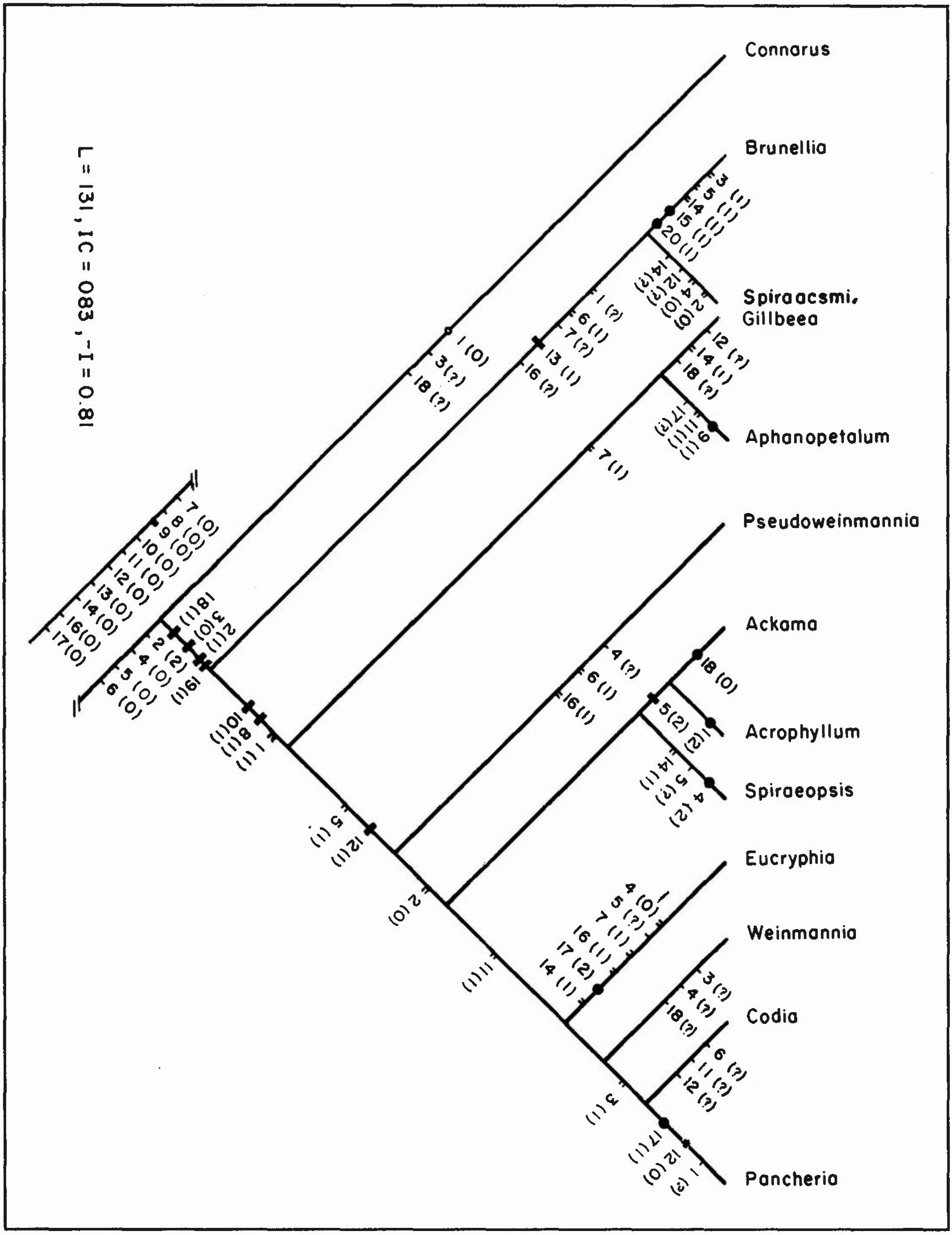
L = 131, IC = 083, -I = 0.81
Connarus
Brunellia
Spiraacsmi, Gillbeea
Aphanopetalum
Pseudoweinmannia
Ackama
Acrophyllum
Spiraeopsis
Eucryphia
Weinmannia
Codia
Pancheria
3 (1)
5 (1)
14 (1)
15 (1)
20 (1)
14 (?)
12 (?)
4 (0)
2 (0)
1 (?)
6 (1)
7 (?)
13 (1)
16 (?)
1 (0)
3 (?)
18 (?)
12 (?)
14 (1)
18 (?)
17 (1)
11 (1)
9 (1)
7 (1)
7 (0)
8 (0)
9 (0)
10 (0)
11 (0)
12 (0)
13 (0)
14 (0)
16 (0)
17 (0)
18 (1)
3 (0)
2 (1)
2 (2)
4 (0)
5 (0)
6 (0)
9 (1)
10 (1)
8 (1)
1 (1)
4 (?)
6 (1)
16 (1)
18 (0)
5 (2)
(2)
14 (1)
5 (?)
4 (2)
5 (1)
12 (1)
2 (0)
4 (0)
5 (?)
7 (1)
16 (1)
17 (2)
14 (1)
11 (1)
3 (?)
4 (?)
18 (?)
6 (?)
11 (?)
12 (?)
3 (1)
17 (1)
12 (0)
1 (?)

Fig. 4. Uno de los cladogramas más simples obtenido con *Connarus* como grupo externo, pesos sucesivos, caracteres polarizados con excepción de los caracteres 2 y 3. Este cladograma coincide con uno de los mas simples obtenido con la opción bb. = paralelismos, * = regresión, ▬ = sinapomorfía.

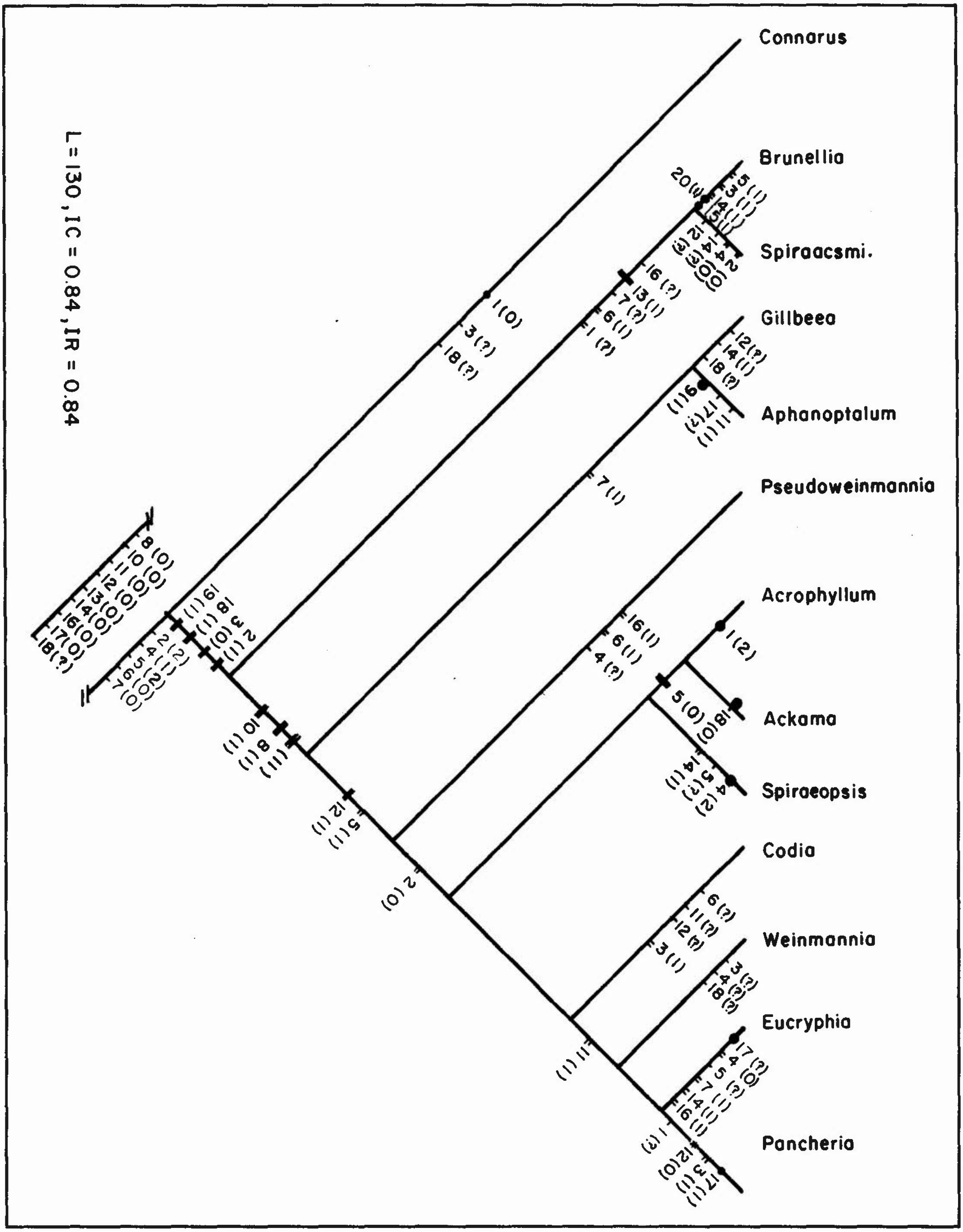
L = 130 , IC = 0.84 , IR = 0.84
Connarus
Brunellia
Spiraacsmi.
Gillbeea
Aphanoptalum
Pseudoweinmannia
Acrophyllum
Ackama
Spiraeopsis
Codia
Weinmannia
Eucryphia
Pancheria

Fig. 5. Uno de los cladogramas mas simple obtenido con *Connarus* al aplicar pesajes sucesivos, caracteres aditivos. a Uno de los mas simple obtenido con la opción bb, *Connarus* como grupo externo, caracteres aditivos, polarizados con excepción de los caracteres 4 y 5. = paralelismos, * = regresión, ▬ = sinapomorfía.

Tabla 8. Comparación de resultados de las relaciones de *Brunellia* con otros taxones usando cuatro grupos externos por separado. L= número de pasos , I.C.= índice de consistencia, , I.R. = índice de retención. bb= intercambio de ramas; xs w= pesajes sucesivos, cc- = caracteres no aditivos, cc+ = caracteres aditivos.

Grupos Externos	Caracteres	Opciones	L	I.C.	I.R	Número de árboles	Número de árboles resueltos
Connarus	Polarizados						
	cc-	bb	33	0.63	0.58	28	8
		xs w	131	0.83	0.81	9	1
	cc+	bb	34	0.61	0.59	11	5
	xs w						5
	No polarizados						
	cc-	bb	33	0.63	0.58	28	8
		xs w	183	0.83	0.81	9	1
	cc+	bb	34	0.61	0.58	31	14
		xs w	130	0.84	0.84	6	1
Davidsonia	Polarizados						
	cc-	bb	34	0.58	0.53	14	5
		xs w	142	0.83	0.80	1	1
	cc+	bb	35	0.57	0.53	8	3
		xs w				8	
Fothergilla	Polarizados						
	cc-	bb	34	0.61	0.59	1	1
	cc+	bb	36	0.58	0.57	2	2
Quercus	Polarizados						
	cc-	bb	32	0.62	0.58	4	2
		xs w	126	0.85	0.83	3	1
	cc+	bb	34	0.58	0.54	7	5
		xs w	124	0.83	0.82	2	2

to Cunoniaceae esta definida por un gineceo sincárpico y la presencia de tres haces vasculares (Figs. 4 y 5).

***Eucryphia* género de *Cunoniaceae*.** En este trabajo se corrobora la inclusión de *Eucryphia* dentro Cunoniaceae según Hufford & Dickison (1992). El género fue considerado por Focke (1895) como único taxón de Eucryphiaceae. Llama sin embargo, la atención la presencia de un gran número de paralelismos (Figs. 4 y 5) indicando una débil relación ancestro-descendiente con los restantes taxones de Cunoniaceae.

***Relaciones* de *Rosidae* y *Hamamelidae*.** Los resultados del análisis sustentan en parte los conceptos de Dickison (1989) y de Hufford (1992) en cuanto a que las relaciones son más estrechas entre los grupos basales de Rosidae y las Hamamelidae inferiores representadas en el análisis por *Fothergilla* (Figs. 2a,3b,3c) relaciones debidas a ancestro común , que aquellas entre Rosidae y Hamamelidae superiores, representadas en el análisis por *Quercus*.

Tribus de *Cunoniaceae*. Los géneros muestreados para Cunoniaceae representan la variación de la familia sólo tres tribus de las cinco consideradas por Engler se encuentra en las hipótesis presentadas (Dickison & Rutishauser, 1990). Las tres tribus *Spiranthemeae*, *Cunonieae* y *Pancheriae* no son monofiléticas. Sin embargo, se mantienen algunas relaciones que corresponden a los grupos originales de Engler. Esas relaciones son dadas entre *Gillbeea* - *Aphanopetalum* de *Spiranthemeae*, *Acrophylum* - *Ackama* y menos frecuente con *Pseudoweinmannia* de *Cunonieae* y *Codia-Pancheria* de *Pancheriae* (Figs. 4 y 5).

Conceptos sobre apomorfía y plesiomorfía. Para Rosidae la apocarpía y la presencia de cinco trazas carpelares son condiciones plesiomórficas. La distribución de estos caracteres en *Connarus*, *Brunellia*, *Spiraeanthemum- Acsmithia* y la posición de los taxones en el cladograma (Figs. 4 y 5) podrían indicar la retención de caracteres ancestrales (concepto sustentado por Cuatrecasas, 1985 con especial referencia a la apocarpía). La apocarpía en *Brunellia* y *Spiraeathemum* tiene un origen común. Concepto diferente es dado por Hufford & Dickison (1992), Fig. 1.

Los resultados muestran que, a diferencia del concepto de Dickison (1989) la condición uniovulada (carácter 12) presente en *Connarus* y *Aphanopetalum* es plesiomórfica. Por otro lado, la distribución del carácter dentro de los taxones (Figs. 4 y 5) coincide con las observaciones de Sterling (1966) y Robertson & Rohrer (1987) en cuanto a que la condición multiovulada es un estado derivado, presente en *Pseudoweinmannia, Acrophylum, Ackama, Spiraeopsis, Weinmannia, Eucryphia* y en algunas especies de *Codia*, y no una condición plesiomórfica de Rosidae. Independientemente a partir de un estado uniovular, o multiovular se origina la condición biovulada. La condición biovulada está presente en *Brunellia -Spiraeanthemum*, en algunas especies de *Acsmithia* (Hoogland 1979) de *Gillbeea*, *Aphanopetalum* y *Codia* y en *Pancheria*. Se encuentra la tendencia a la correlación entre el bajo número ovular y la presencia de cinco trazas carpelares con algunas excepciones por ejemplo en *Aphanopetalum* y en algunas especies de *Gillbeea* y *Codia*.

Los resultados corroboran la suposición de Dickison (1989) en cuanto a que la pérdida de pétalos en Rosidae es secundaria y adquirida en diferentes linajes independientemente. En las hipótesis 4 y 5 la condición apétala 6(1) es un estado apomórfico presente en *Brunellia* y *Spiraeanthemum-Acsmithia* y adquirido independientemente en *Pseudoweinmannia*.

La condición epítropa de los óvulos se encuentra también en otros taxones de Rosidae, en *Davidsonia* y *Spiroidae* esta última considerada primitiva dentro de Rosaceae. La presencia de este carácter, 13 (1) en *Spiraeanthemum, Brunellia* (Tabla, 6), las relaciones de estos taxones con *Davidsonia* (Figs.

2a,2c,3a, 3d) como su presencia en *Spiroidae* indican que esta condición de los óvulos tiene diferente orígen dentro de Rosales.

Los resultados coinciden con la opinión de Dickison en cuanto a que una condición intermedia del número de estambres es básica dentro de Rosidae y Hamamelidae con un consecuente incremento o reducción. La condición polistemóna es derivada, 16(1), Figs,4,5 presente en diferentes líneas filéticas como *Eucryphia* y *Pseudoweinmannia* mientras, que el estado diplóstemono, 16(0) es el patrón básico. En *Brunellia* ocurren los tres estados; la poliandria, un patrón básico diplóstemono y reducción del número de estambres a partir del patrón básico (Orozco en preparación). Caso similar también ocurre en *Acsmithia* (Hoogland 1979). Hufford & Dickison (1992) registran la polistemonía en más de dos líneas filéticas.

También hay coincidencia de los resultados obtenidos con el concepto de Dickison en cuanto a que la condición valvada es un estado plesiomórfico para las Rosidae. Este patrón básico valvado, 11(0), es observado en la mayoría de los géneros (Figs.4 y 5). La condición apomórfica imbricada, 11 (1), es una característica de *Weinmannia, Eucryphia* y *Pancheria* aunque, se encuentra en paralelismo al estar presente en *Aphanopetalum.* Según los resultados de Hufford & Dickison (1992) la condición valvada se observa en diferentes líneas de evolución, presente también en *Callicoma* (Fig.1).

La presencia de un estigma decurrente en *Brunellia,* 15(1), es una condición derivada mientras que, el estigma terminal presente en el resto de taxones es plesiomórfica. Dickison señala para *Brunellia* la polinización anemófila, imperfecta aún, basado en la relación de un estigma decurrente con la polinización anemófila encontrada en *Vessellowskya.* Para *Spiraeanthemum* y *Acsmithia*, con estigma terminal, sugiere una adaptación parcial a la polinización anemófila, debido a que la unisexualidad son condiciones que favorecerían la anemofilía. No es clara la extrapolación sobre la anemofilía señalada por Dickison para *Brunellia* se cree que el sistema de polinización es entomófilo por la presencia de pequeños escarabajos capturados en las flores masculinas.

Los resultados indican que la condición bicarpelar 7(2), con cualquiera de los grupos externos, es plesiomórfica. Sin embargo, Dickison (1989) afirma para el ancestro de Hamamelidae- Rosidae un gunieceo compuesto de cinco carpelos. En Hufford & Dickison (1992) el estado plesiomórfico o apomórfico es desconocido para el grupo sintético el cual, funciona como grupo externo a pesar de que en Hamamelidaceae y Fagaceae (taxones usados además de Rosaceae para construír el grupo sintético) exhiben dos carpelos. Por otro lado, señalan tanto para *Brunellia* y *Spiraeanthemum* la presencia de tres a cinco carpelos aunque la condición bicarpelar está presente en *Gillbeea, Aphanopetalum* y *Eucryphia* (Figs.4 y 5) y en varias especies de *Brunellia* (Orozco, en preparación)

La condición brochidódroma (cerrada, nervios secundarios se juntan antes e llegar a la mérgen de la hoja) es plesiomórfica con *Connarus* (Fig. 4). Este concepto es opuesto al de Dickison (1989) quien propone para Rosidae la condición semicaspedódroma, plesiomórfica 5(1) (nerviación secundaria semiabierta). La condición abierta o semiabierta de lo nervios, semicaspedódroma 5(1) y caspedódroma 5 (2) (terminación de los nervios en la márgen de la hoja o al menos una de sus ramas) son condiciones derivadas, que comparten los taxones con más de dos óvulos por carpelo con excepción de *Brunellia* con semicaspedodróma nerviación..De estas dos la caspedódroma es la mas derivada presente en *Ackama* y *Acrophylum* y en algunas especies de *Eucryphia* y en *Spiraeopsis.* La condición abierta (caspedódroma) es plesiomórfica cuando los datos se tratan con *Fothergilla* y *Davidsonia* como grupos externos por separado.

Al cambiar la codificación el estado plesiomórfico es caspedódromo (condición abierta) y coincide con lo establecido por Dickison para Rosidae. Al obtener una hipótesis resuelta cuando los datos son aditivos, menos datos en conflicto (Fig.5, tabla 8) se puede inferir que el paso de una condición abierta caspedódroma (estado plesiomórfico) a una cerrada broquidódroma es mas simple que el paso de la condición abierta a la cerrada. El carácter debe tratarse con esta codificación y en forma no aditiva al encontrarse, estados iguales del cáracter, en líneas filéticas independientes. En Hufford & Dickison (1992) la condición plesiomórfica es desconocida.

El estado anomocítico de los estomas, las células acompañantes no obedecen a un determinado arreglo, 4 (0), Fig.4 y es aquí considerado un estado plesiomórfico a partir del cual existe la tendencia evolutiva hacia la diferenciación de las células acompañantes en relación al tamaño, estado anisocítico 4(2), o a la organización de las mismas a lo largo del eje del poro y las células de guarda, estado paracítico, 4(1). El patrón básico anomocítico se observa en *Brunellia, Gillbeea, Acrophylum, Codia, Pancheria, Aphanopetalum* y en algunas especies de *Pseudoweinmannia* y *Weinmannia*. No hay un acuerdo sobre la condición plesiomórfica para Angiospermas (Metcalf & Chalk 1988), algunos opinan que el estoma paracítico es plesiomórfico. Dentro del grupo Rosidae los resultados de Hufford & Dickison (1992) coinciden, con los presentados en este trabajo, al considerar la condición anomocítica plesiomórfica. Se recomienda tratar el caracter en forma no aditiva por presentarse, estados iguales del cáracter, en diferentes linajes.

Agradecimientos

A Paul Maas por las sugerencias y correcciones del texto, a Jonathan Coddington, Jorge V. Crisci, John Lynch, Juan José Morrone por las criticas y revisión del manuscrito. A Jaime Aguirre del comité editorial de Caldasia y a Cecilia Ramírez por sus recomendaciones y sugerencias. A los herbarios COL, US y MO. Al CINDEC de la Universidad Nacional de Colombia por financiar las salidas al campo en búsqueda de material de *Brunellia*. Al dibujante del departamento de Biología Germán López por realizar las figuras 5, 6 que acompañan el artículo.

Literatura citada

BANGE, G. J. 1952. A new family of dicotyledons: Davidsoniaceae. *Blumea* 7: 293-296.

BOGLE, A. L. 1970. Floral morphology and vascular anatomy of the Hamamelidaceae: The apetalous genera of Hamamelidoideae. *J. Arnold Arbor.* 51: 310-366.

BURGER, W. 1977. Fagaceae. *Fieldiana.* Bot. 40: 59-82.

CRONQUIST, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants.* New York: Columbia Univ. Press.

CUATRECASAS, J. 1970. Brunelliaceae. *Flora Neotropica* 2 :1-189.

________. 1985. Brunelliaceae. *Flora Neotropica* 2 (suppl):29-103.

DAHLGREN, R. M. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. *J. Linn.Soc. Bot.* 91-124.

DICKISON, W. C. 1971. Anatomical studies in the Connaraceae. I. Carpels. *Elisha Mitchell Sci. Soc.* 87:77-86

________. 1975. Studies on floral anatomy of the Cunoniaceae. *Amer. J. Bot. Club* 62:433-477.

________. 1980. Comparative wood anatomy and evolution of Cunoniaceae. *Allertonia* 2:281-321.

________. 1989. Comparisons of primitive Rosidae and Hamamelidae. Pp. 47-73 in *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae, vol. 1: Introducción and 'lower' Hamamelidae*, eds . P.R. Crane and S. Blackmore. Oxford. Clarendon Press.

________ and R. Rutishauser 1990. Developmental morphology of stipules and systematics of the Cunoniaceae and presumed allies. II. Taxa withouth interpetiolar stipules and conclusions. *Bot. Helvetica* 100/ 1: 75-95.

EHRENDORFER, F., W. MORAWETZ, AND J. DAWE. 1984. The neotropical angiosperm families Brunelliaceae and Caryocaraceae: First karyosystematical data and affinities. *Pl. Syst. Evol.* 145:183-191.

ENGLER A. 1897. Brunelliaceae. Pp. 182-184 in Die natürlichen *Planzenfamilien*, 2end eds. A. Engler and K. Prantl. Leipzig: Engelmann.

________. 1928. Cunoniaceae. Pp. 229-262 in *Die natürlichen Pflanzenfamilien,* 2end eds. A. Engler and K. Prantl. Leipzig: Engelman.

EYDE, R. 1970. Anatomy in Brunelliaceae. Pp. 32-43 in J.Cuatrecasas *Flora Neotropica* 2:1-189.

FARRIS, J. S. 1988. Hennig86. Version 1.5. Port Jefferson Station, New York.

________. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5(4): 321-424.

FOCKE, W. O. 1895. Eucryphiaceae. Pp. 129-131- in *Die natürlichen Pflanzenfamilien,* eds. A. Engler and K. Prantl. Leipzig: Engelman

FORERO, E. 1983. Connaraceae. *Flora Neotropica* 36: 1-207.

HICKEY, L. J. AND D. W. TAYLOR. 1991. The leaf architecture of *Ticodendron* and the application of foliar characters in discerning its relationships. *Ann.Missouri Bot. Gard.* 78:105-130.

HOOGLAND, R. D. 1960. Studies in the Cunoniaceae. I. The genera *Ceratopetalum, Gillbeea, Aistopetalum, and Calycomis. Austral. J. Bot.* 8: 318-341.

________. 1979. Studies in the Cunoniaceae. II. The genera *Caldcluvia, Pullea, Acsmithia,* and *Spiraeanthemum. Blumea* 25: 481-505.

HUFFORD, L. 1992. Rosidae and their relationships to other nonmagnoliid dicotyledons: a phylogenetic analysis using morphological and chemical data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79(2): 218-248.

________ and W. DICKISON. 1992. A phylogenetic analysis of Cunoniaceae. *Syst. Bot.* 17(2): 181-200.

MADDISON, W., M. DONOGHUE AND D. MADDISSON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33(1): 83-103.

MANOS, P. S., K. C. NIXON and J. J. DOYLE. 1993. Cladistic analysis restriction site variation within the cloroplast DNA invert repeat region of selected Hamamelidae. *Syst. Bot.* 18(4): 551-562.

METCALFE, C. R. and L.CHALK. 1988. *Anatomy of the dicotyledons.* Vol.1. Oxford University Press.

MULLER, C. H. 1960. Fagaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 47: 95-104.

STERLING, C. 1966. Comparative morphology of the carpel in the Rosaceae IX.. *Spiraeoideae: Quillajeae, Sorbarieae. Amer. J. Bot.* 53 (10): 951-960.

ROBERTSON, K. R. AND ROHRER, J. R. 1987. Are the apples pears?

Illinois Natural History Survey Reports. 267. Champaign, Illinois.

RUTISHAUSER, R. AND W. C. DICKISON. 1989. Developmental morphology of stipules and systematics of the Cunoniaceae and presumed allies. I. Taxa with interpetiolar stipules.*Bot. Helvetica* 99: 147-169.

TAKHTAJAN, A. L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Review* 46. 225-359.

THORNE, R. F. 1983. Proposed new realignments in the angiosperms in: *New evidence of relationships and modern systems of classification of the angiosperms,* eds. F. Ehrendorfher, R. Dahlgren, *Nord. J. Bot.* 3(1): 85- 117.

BIBLIOTECA CENTRAL
SALA UNIVERSIDAD NACIONAL

APÉNDICE

Tabla 3a. Matriz de datos de 13 taxones inclufdo *Brunellia* y 19 caracteres. *Connarus* como grupo externo. Caracteres polarizados con excepción de los caracteres 1,2 y 3.Inactivados los caracteres 9,15 y 19.

Taxones	Caracteres 1234567891111111111 0123456789
Connarus	02?00000000000000?0
Brunellia	?11011?00000111?011
Ackama	1000200101010000001
Acrophylum	2000200101010000011
Aphanopetalum	110000111110000?11
Codia	10101?0101??0000011
Eucryphia	1001?01101110101211
Gillbeea	11000011010?01000?1
Pancheria	?0101001011000001111
Psedoweinmania	110?110101010001011
Weinmannia	10??1001011100000?1
Spiraacsmi	?00101?0000?1?0?011
Spiraeopsis	1002?00101010100011

Tabla 3b. Matriz de datos de 13 taxones inclufdo *Brunellia* y 19 caracteres. *Connarus* como grupo externo. No polarizados los caracteres 1,2,3,4 y 5. Inactivados los caracteres 9,15 y 19.

Taxones	Caracteres 1234567891111111111 0123456789
Connarus	02?1200000000000?0
Brunellia	?11111?00000111?011
Ackama	1001000101010000001
Acrophylum	2001000101010000011
Aphanopetalum	110120111110000?11
Codia	10111?0101??0000011
Eucryphia	1000?01101110101211
Gillbeea	11012011010?01000?1
Pancheria	?0111001011000001111
Psedoweinmania	110?110101010001011
Weinmannia	10??1001011100000?1
Spiraacsmi	?00021?0000?1?0?011
Spiraeopsis	1002?00101010100011

Tabla 4. Matriz de datos de 13 taxones incluído *Brunellia* y 19 caracteres. *Davidsonia* como grupo externo. Todos los caracteres polarizados con excepción del caracter 1,3. Inactivados los caracteres 9,15 y 19.

Taxones	Caracteres 1234567891111111111 0123456789
Davidsonia	00?0000000000000011
Brunellia	?01110?10111011?011
Ackama	1101010000101000001
Acrophylum	2101010000101000011
Aphanopetalum	1001211010011000?11
Codia	11111?0000??1000011
Eucryphia	1100?11000001101211
Gillbeea	100121100001?11000?1
Pancheria	?111110000011000111
Psedoweinmania	100?100000101001011
Weinmannia	11??110000001000?1
Spiraacsmi	?10020?1011?0?0?011
Spiraeopsis	1102?10000101100011

Tabla 5. Matriz de datos de 13 taxones incluído *Brunellia* y 19 caracteres. *Fothergilla* como grupo externo,caracteres polarizados con excepción de los caracteres 1,3 y 17. Inactivados los caracteres 9,15 y 19.

Taxones	Caracteres 1234567891111111111 0123456789
Fothergilla	00?00000?0000001?01
Brunellia	?11110?10000101?011
Ackama	1001010001010100001
Acrophylum	2001010001010100011
Aphanopetalum	1101211011100100?11
Codia	10111?0001??0100011
Eucryphia	1000?11001110002211
Gillbeea	11012110010?00000?1
Pancheria	?011110001100100111
Psedoweinmania	110?100001010102011
Weinmannia	10??11000111010000?1
Spiraacsmith	?00020?1000?1?0?011
Spriraeopsis	1002?10001010000011

Tabla 6. Matriz de datos de 13 taxones incluído *Brunellia* y 19 caracteres. *Quercus* como grupo externo. Caracteres polarizados con excepción de los caracteres 1, 3,10,14,16.Inactivos los caracteres 9,15 y 19.

Taxones	Caracteres
	1234567891111111111
	0123456789
Quercus	00?000000??00?0?000
Brunellia	?11010?11000101?001
Ackama	1000011011010100011
Acrophylum	2000011011010100001
Aphanopetalum	1100210001100100?01
Codia	10101?1011??0100001
Eucryphia	1001?10011110001201
Gillbeea	1100110011 0?00000?1
Pancheria	?010111011100100101
Pseudoweinmannia	110?101011010101001
Weinmannia	10??111011110100 0?1
Spiraacsmi	?00120?1100?1?0?001
Spiraeopsis	1002?11011010000001